

Следовательно,  $n_H$  должно быть не менее трех. Опыт дает близкую оценку — для синтеза 1 моля АТФ нужно 4 протона. С другой стороны, из отношения  $АТФ/2e^- = 2$  и  $H^+/e^- = 2$  следует, что на 1 моль АТФ расходуется 2 протона. Энергия их составляет 0,36 эВ, т. е. меньше требуемой для синтеза АТФ, и неравенство (14.5) не соблюдается — энергии одного протона не хватает. Несоответствие проявляется более ярко в условиях импульсного освещения.

Для построения теории фосфорилирования при фотосинтезе необходимы дальнейшие исследования.

На определенных участках цепи наблюдается независимость скорости процесса от температуры при низких температурах. Это привело к предположению о туннельном механизме переноса электронов между соседними носителями (Чанс и Де Во, а также Блюменфельд и Чернавский, см. § 13.4).

Перенос электронов происходит между центрами, фиксированными в мембране тилакоида. Эти центры можно рассматривать как достаточно глубокие электронные ловушки. Можно представить центр потенциальной ямой и рассматривать уровни, которые занимает перемещаемый электрон. Решается задача о переносе электрона между двумя соседними компонентами цепи, т. е. между основными уровнями потенциальных ям, разделенных барьером (§ 13.4). При этом в фотосинтетической системе реализуются электронно-конформационные взаимодействия, к рассмотрению которых уместно подойти с помощью модели потенциальной ямы (см. § 6.6). После переноса электрона молекула акцептора оказывается в неравновесной конформации, медленно релаксирующей к равновесию. Это создает возможность сбалансированного резонанса и туннельного эффекта. Строгая количественная теория, однако, еще не построена.

## § 14.5. Зрение

Наряду с фотосинтезом важнейшим фотобиологическим процессом является процесс фоторецепции, состоящий в получении информации о факторах внешней среды посредством светового излучения. Рассмотрим наиболее совершенный вид фоторецепции — зрение позвоночных.

Схема устройства глаза показана на рис. 14.14.

Глаз — саморегулируемая система. Ее оптические недостатки в значительной мере компенсируются регуляторными механизмами, оптимизирующими работу глаза. Важнейшими из них являются фокусировка изображения на сетчатке и регуляция количества света, попадающего на сетчатку.

Фокусировка изображения на сетчатке производится посредством автоматического изменения радиуса кривизны хрусталика, т. е. посредством аккомодации. Управляющим устройством служит охватывающая хрусталик цилиарная мышца. Ее сокращение или расслабление возникает в ответ на дефокусировку изобра-

ражения. Система аккомодации является следящей, так как она удерживает в фокусе изображение удаляющегося или приближающегося объекта.

Для оптимизации работы глаза необходимо регулировать поступающее в него через зрачок количество света. Регулируется

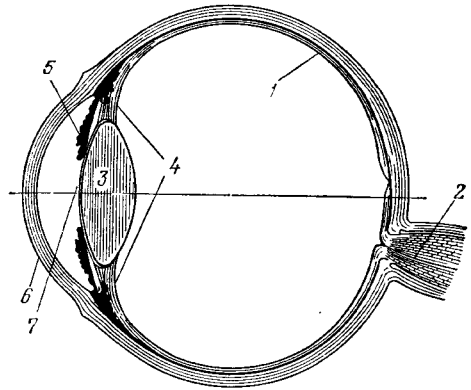


Рис. 14.14. Схема устройства глаза млекопитающего: 1 — сетчатка, 2 — зрительный нерв, 3 — хрусталик, 4 — цилиарная мышца, 5 — радужная оболочка, 6 — роговица, 7 — зрачок

величина оптического отверстия — зрачка. При высокой интенсивности света зрачок сужается, при низкой — расширяется. Это производится двумя мышцами-антагонистами, образующими радужную оболочку.

Феноменологическая трактовка такой системы основывается на общих положениях *теории управления*. В систему поступает *входной сигнал*, отличный от требуемого, от «уставки». Разность входного сигнала и уставки — *сигнал ошибки*. Назначение регулятора состоит в получении требуемого *выходного сигнала*. Система регулирования состоит из регулятора и объекта управления, она содержит контур обратной связи.

Обратимся к строению *сетчатки*. Это многослойная структура, схематически изображенная на рис. 14.15. Слои клеток указаны в подписи к рисунку. Изображение возникает на пигментном эпителии 1. В слое 3 осуществляется синаптическая связь фоторецепторных клеток 2 с нервными горизонтальными клетками 4. Другие нервные клетки — биполярные 5 и амакриновые 6 — синаптически связаны в слое 7 с ганглиозными клетками 8, которые являются непосредственными источниками импульсов, поступающих в аксоны зрительного нерва. Входной сигнал — оптическое изображение на пигментном эпителии, выходной — нейральное изображение, закодированное импульсами в зрительном нерве. Для того чтобы дойти до фоторецепторов, свет должен пройти сквозь слои нервных клеток — фоторецепторные клетки защищены тем самым от вредных воздействий.

Как *палочки*, так и *колбочки* представляют собой вытянутые структуры, построенные из многих специализированных компарментов, образующих последовательность параллельных дис-

ков. Схема палочки и колбочки лягушки показана на рис. 14.16. В дисках расположены фоторецепторные молекулярные устройства, посредством жгутиков необходимые вещества поступают к дискам из основного тела клетки. Свет поглощается в дисках молекулярной системой, описанной в следующем параграфе. Показано, что белки дисков непрерывно обновляются.

Установлено, что за цветное зрение ответственны колбочки, палочки воспринимают слабое освещение. Еще Ломоносов говорил о зрительном восприятии трех цветов — трех сортов частиц

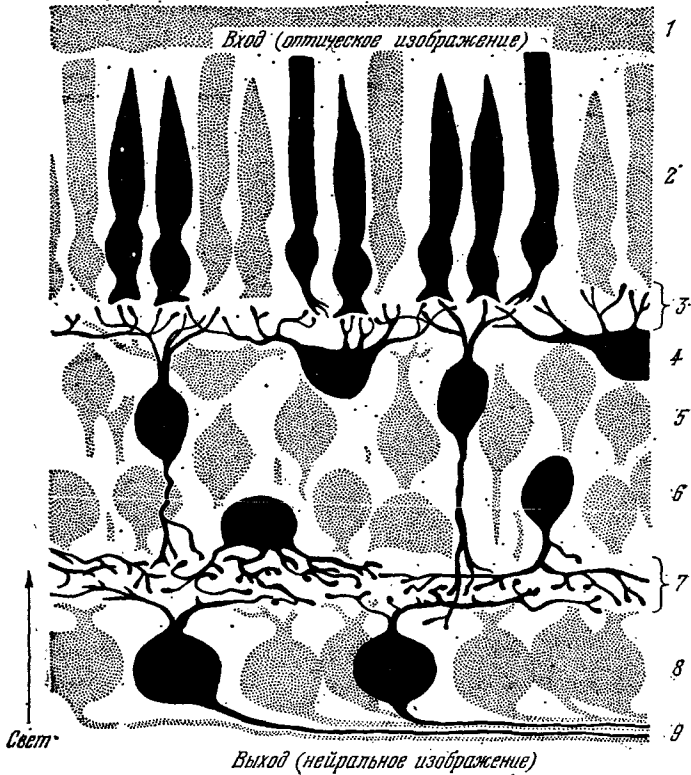


Рис. 14.15. Схема строения сетчатки: 1 — пигментный эпителий, 2 — рецепторные клетки (палочки и колбочки), 3 — внешний синаптический слой, 4 — горизонтальные клетки, 5 — биполярные клетки, 6 — амакриновые клетки, 7 — внутренний синаптический слой, 8 — ганглиозные клетки, 9 — волокна зрительного нерва

эфира — красных, желтых и голубых («Слово о происхождении света», 1756 г.). В 1802 г. Юнг предложил теорию цветного зрения, основанную на предположении о трех видах светочувствительных веществ в сетчатке. Далее теорию трехцветного зрения развивали Максвелл и Гельмгольц. Теория эта подтверждена прямыми измерениями поглощения света отдельными колбочками.

Рис. 14.16. Схема строения палочки (слева) и колбочки (справа) лягушки: 1 — ядро клетки пигментного эпителия, 2 — фрагмент, отделившийся от внешнего сегмента палочки, 3 — внешний сегмент палочки, 4 — гранулы пигментов, 5 — внешний сегмент колбочки, 6 — соединительные жгутики, 7 — капли жира, 8 — митохондрии, 9 — комплекс Гольджи, 10 — ядро, 11 — рибосома, 12 — синаптическое тело

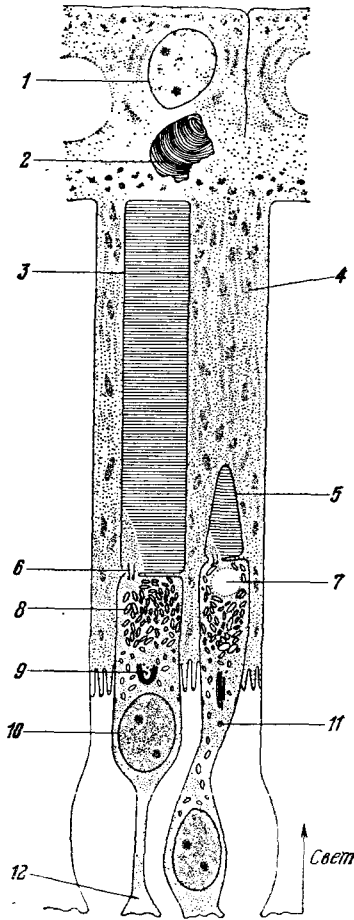
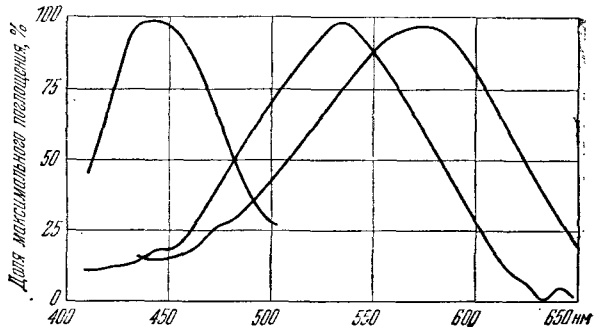


Рис. 14.17. Кривые спектральной чувствительности колбочек приматов с максимумами при  $\lambda$  447 (сине-фиолетовый), 540 (зеленый) и 577 нм (желтый)



Имеются три сорта колбочек, характеризующихся различными кривыми поглощения зрительных пигментов. На рис. 14.17 показаны эти кривые для приматов. Кривые для человека очень с ними сходны.

Рецепторы беспозвоночных устроены иначе, они во многих случаях чувствительны в широкой спектральной области.

Механизмы трансформации оптического изображения на сетчатке в нейтральное изображение, сообщаемое мозгу, весьма сложны. В сетчатке происходит адаптация к различиям в интенсивности и в спектральном составе света, восприятие объемного изображения и движения видимого объекта. Были проведены исследования импульсов, возникающих в оптических нервах краба и позвоночных. Глаз краба содержит множество рецепторов, именуемых *омматидиями*, похожих на палочки. Удалось изучить импульсы, создаваемые отдельными омматидиями в соответствующих отдельных аксонах. В темноте распространяются редкие периодические импульсы. При освещении с пороговой интенсивностью возникают дополнительные импульсы. Если интенсивность сильно превышает пороговую, то в момент освещения возникает короткая последовательность частых импульсов. Затем частота уменьшается, но остается существенно большей, чем темновая. При выключении света появляется новая группа частых импульсов, их частота постепенно уменьшается до темновой. У позвоночных аксоны сильнее реагируют на изменение освещенности, чем на непрерывное освещение. Наблюдается подавление импульсов при сильном освещении. Функцией сетчатки является сложное, интегрирующее нервное взаимодействие, имеющее характер вычислительной работы. В этом смысле сетчатка подобна ЭВМ.

Горизонтальные и амакриновые клетки соединяют соседние фоторецепторы, обеспечивая передачу информации в латеральном направлении, биполярные клетки передают информацию внутреннему синаптическому слою. Исследование электрической активности отдельных клеток показало, что рецепторные и горизонтальные клетки (а также в некоторых случаях биполярные клетки) испытывают плавную гиперполяризацию при освещении, не создавая нервного импульса. Иными словами, их мембранный потенциал становится более отрицательным. Это необычное поведение для нейрона. Как правило, нейроны деполяризуются, приобретают положительный мембранный потенциал при возбуждении. Импульсы обычно распространяются в нервных клетках по их длине. В указанных видах нервных клеток сетчатки эти события не происходят. Напротив, положительные нервные импульсы возникают в амакриновых и ганглиозных клетках. Именно последние служат источниками импульсов, поступающих в головной мозг.

У беспозвоночных (кальмар) поведение палочек иное — они деполяризуются при освещении, т. е. ведут себя подобно обычным возбужденным нейронам.

Пороговая чувствительность глаза очень велика. После длительной адаптации человеческого глаза к темноте он способен воспринимать отдельные кванты и в этом отношении превосходит любой фотозапись. Вследствие независимости актов излучения отдельных атомов и молекул при достаточно слабом источнике света глаз оказывается в состоянии наблюдать *квантовые флуктуации* излучения. Это было впервые показано Барнесом и Черни в 1932 г.

В 1933 г. Вавилов с сотрудниками провел подробные визуальные исследования квантовых флуктуаций с помощью очень надежной методики. Были получены точные характеристики палочковой чувствительности глаза и важные данные о природе света. Позднее появились работы Хехта, посвященные той же проблеме.

Фоторецепторы многих беспозвоночных устроены иначе. Остановимся на эволюции фоторецепции. Уместно начать обсуждение со слов Дарвина («Происхождение видов»): «...Если мы будем иметь в виду, сколь малым должно быть число живущих форм по сравнению с теми, которые вымерли, трудность перестает быть слишком большой и мы можем верить, что естественный отбор мог превратить простой аппарат оптического нерва, покрытого пигментом и снабженного прозрачной мембраной, в оптический инструмент...».

Простейший вид фоторецепции — это *фототаксис*. Одноклеточное эвглена обладает оранжево-красным фоторецепторным пятном — стигмой. Можно думать, что этот фоторецептор возник эволюционно из жгутика или реснички, ассоциировавшей пигмент. Под действием света стигма создает своего рода нервный импульс в жгутике, и эвглена движется по направлению к свету. Как указывает Уолкен, детально исследовавший фототаксис, система стигма — жгутик может рассматриваться как серво-механизм с обратной связью, обеспечивающий максимальную освещенность организма.

Зная площадь фоторецептора, длину волны и интенсивность света, можно оценить энергию, необходимую для фототактического ответа. Для эвглены это очень малая величина — около  $1,7 \cdot 10^{-11}$  эрг/(см<sup>2</sup> · с). Число фотонов, необходимое для возбуждения фоторецептора, равно семи. Скорость движения клетки оказывается пропорциональной числу поглощенных фотонов.

Получение зрительного изображения требует более тонкого устройства. Холдейн указывал, что возможны лишь четыре типа глаза, если определить глаз как орган, в котором свет, распространяющийся в одном направлении, стимулирует нервные волокна. Это — пучок трубочек, установленных по разным направлениям, и три типа устройств, подобных хорошо известным инструментам: камера с булавочным отверстием, обычная камера с линзой и телескоп-рефлектор. Булавочное отверстие служит фоторецепции у плоских червей — планарий. У дождевого червя светочувствительные клетки, находящиеся на поверхности

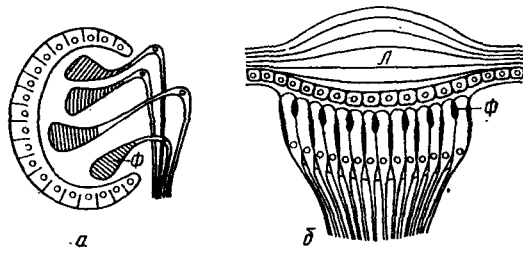


Рис. 14.18. Схема простого глаза: плоского червя (а), насекомого (б). Л — линза, Ф — фоторецептор

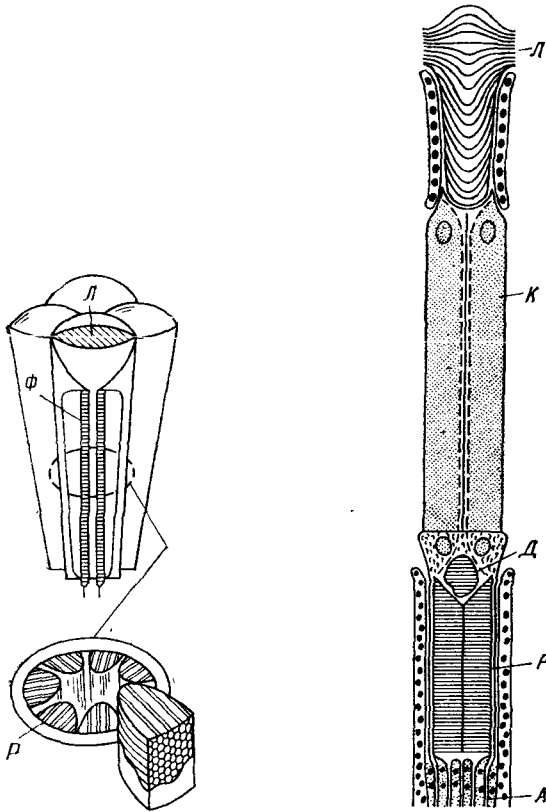


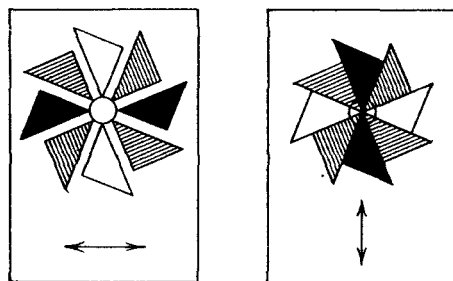
Рис. 14.19. Схема сложного глаза насекомого: Л — линза, Ф — фоторецептор, Р — рабдомер

Рис. 14.20. Схема омматидия насекомого: Л — линза, К — кристаллический конус, Д — дистальный рабдомер, Р — рабдом, А — аксон

тела, содержат линзы. Клетки эти окружены нейрофибриллярной сеткой. У многих пиявок такие клетки объединены в устройство с общей линзой. Такое устройство показано на рис. 14.18, оно называется *ocellus* или простой глаз.

У членистоногих имеются сложные глаза, формирующие изображение. Это так называемые фасеточные глаза, построенные из *омматидиев*. Число омматидиев варьирует от немногих у определенных видов муравьев до более чем 2000 у стрекозы. Каждый омматидий содержит роговичную линзу, кристаллическую колбочку и от 3 до 11 чувствительных клеток. В этих клетках помещаются фоторецепторные структуры — *рабдомеры*, функция которых подобна функции внешнего сегмента палочки позвоночного (рис. 14.19). Совокупность рабдомов образует *рабдом*, служащий фоторецепторной областью внутри каждого омматидия. На рис. 14.20 показана схема омматидия насекомого.

Рис. 14.21. Рабдомеры — анализаторы поляризованного света



Фасеточные глаза способны определять плоскость колебаний поляризованного света. Это имеет адаптационное значение — направление поляризации указывает положение Солнца. Муравьи и пчелы пользуются Солнцем как компасом для навигации. Фриш построил модель рабдома, состоящего из восьми треугольных поляризующих элементов, каждый из которых пропускает свет пропорционально степени поляризации. Противоположные пары рабдомов обладают параллельными поляризаторами. На рис. 14.21 показано, как такие рабдомеры могут действовать в качестве анализаторов поляризованного света. Изучение тонкой структуры фоторецепторов членистоногих подтверждает эту модель — имеется строгое геометрическое расположение перпендикулярных и параллельных микротрубочек, образующих рабдом.

Принципиальное строение глаза головного моллюска — осьминога, кальмара, каракатицы — сходно со строением глаза позвоночного. Глаз имеет роговицу, линзу (хрусталик), сетчатку. Природа производила выбор из немногих возможностей, и поэтому не следует удивляться сходству глаз у столь различающихся животных.